

ДИНАМИКА РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ (*MYTILUS EDULIS* L.)

В. В. Луканин, А. Д. Наумов, В. В. Федяков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Любые популяции животных и растений испытывают колебания плотности поселения особей и размерно-возрастного состава. Сущность этих явлений остается одной из наиболее сложных проблем современной экологии. Основоположник ее, Ч. Дарвин, писал: «Изобилие или малочисленность данного вида определяются вообще причинами, которые совершенно не поддаются нашей оценке» (Дарвин, 1935, с. 604). Множество выдвинутых гипотез (Максимов, 1984) касается в основном причин колебания численности насекомых, мышевидных грызунов или охотничье-промысловых животных. Причины динамики плотности морских беспозвоночных практически не изучены.

В бентосе Белого моря мидии занимают особое место. Их поселения, обладая высокой плотностью, играют ведущую роль в создании пояса фильтраторов в этом водоеме (Воскресенский, 1939). Занимая довольно обширные участки, мидиевые банки имеют существенное значение в процессах детритообразования и осадконакопления.

Относительно высокая эврибионтность мидий позволяет им заселять весьма разнообразные биотопы вблизи уреза воды, характеризующиеся сезонными, а, подчас, и резкими суточными колебаниями факторов внешней среды. Отдельные поселения мидий в значительной степени различаются по размерно-возрастному составу моллюсков, изучение динамики которого необходимо с разных точек зрения. Во-первых, такие данные нужны для определения продукции, роста, репродуктивной ценности отдельных популяций. Во-вторых, они нужны для решения целого ряда вопросов, связанных с развитием марикультуры и промысла мидий. Наконец, такие данные представляют большую ценность для теоретической демэкологии.

В предлагаемой работе рассматривается структура * поселений беломорских мидий из разных биотопов.

* В дальнейшем под термином «структура» будет пониматься частотное, распределение моллюсков определенного размера.

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили сборы авторов, полученные в ходе экспедиций Беломорской биостанции Зоологического института АН СССР 1977—1985 гг. Одноразовые наблюдения на мидиевых банках Кандалакшского, Онежского, Двинского, Мезенского заливов и Горла Белого моря проводились с июня по октябрь. В целях более полного описания поселений в пределах каждого из них пробы бентоса брались в нескольких участках.

Динамика размерной структуры изучалась на материалах мониторинга пяти поселений в Кандалакшском заливе: литоральной банки на Иванов-Наволоке (губа Чупа) и сублиторальных поселений в губе Падан, эстуарии р. Умба, а также на северном и южном берегах губы Княжой. Количество проб, и время наблюдений приведены в таблице.

На литорали пробы брались рамками различной площади, а в сублиторали — водолазным дночерпателем площадью захвата $1/20 \text{ м}^2$. Мидии измерялись с точностью до 0,1 мм. Выборка моллюсков из того или иного местообитания разбивалась на размерные классы с шагом в 5 мм. В среднем из каждой пробы измерялось по 100 экз. Всего обработано более 500 проб.

Результаты и обсуждение

Типы размерной структуры

Как показали наши наблюдения, все многообразие размерных структур исследованных мидиевых поселений может быть описано четырьмя основными типами, два из которых в большей степени характерны для литоральных банок, а два других — для сублиторальных. Естественно, что структура отдельно взятого поселения может отличаться от любого иного отклонением пика численности в сторону меньших или больших размеров, а также степенью доминирования той или иной размерной группы. Во всех случаях эти отклонения, однако, не затрагивают сущности типичных распределений.

Структура первого типа характерна для поселений, в которых преобладают моллюски самых младших возрастных групп (рис. 1). Такой тип распределения обнаружен в большинстве литоральных поселений с невысокой биомассой. В отдельных случаях он встречается и в сублиторали, где мидии играют второстепенную роль, а доминируют нитчатые водоросли. Подобная структура популяций, напоминающая вогнутую гиперболу, наблюдается у многих видов животных, обладающих высокой плодовитостью при отсутствии заботы о потомстве. Стабильность рассмотренной структуры обеспечивается динамическим равновесием между воспроизводством и элиминацией. Динамика численности таких популяций находится в ос-

Общая характеристика использованных материалов по динамике мидиевых поселений в Белом море

Поселения	Годы													
	1977		1979		1981		1982		1983		1984		1985	
	месяцы	кол-во проб	месяцы	кол-во проб	месяцы	кол-во проб	месяцы	кол-во проб	месяцы	кол-во проб	месяцы	кол-во проб	месяцы	кол-во проб
Мыс Иванов-Наволоок	VII	4	—	—	VI	4	—	•	—	—	—	VIII	3	—
Губа Падан	—	—	IX	1	VI, VII, VIII, IX	15	VI, VIII	6	—	—	V, VI, VII, VIII, IX, XI	18	VI, X	6
Губа Княжая, южный берег	—	—	—	—	V, VII, VIII, IX	9	VI, VIII	4	VI	2	V, VI, VII, VIII, IX, XI	12	VI, X	4
Губа Княжая, северный берег	—	—	IX	2	V, VII, VIII, IX	13	VI, VIII	6	VI	3	V, VI, VII, VIII, IX, XI	18	VIII, X	6
Эстуарий р. Умба	—	—	IX	2	VI, VII, VIII, IX	16 16	VI, VII VI, VIII	6 6	—	—	V, VI, VII, VIII, IX, XI	18	VI, X	6

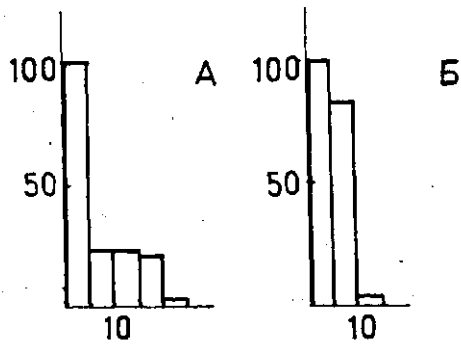


Рис. 1. Размерная структура первого типа.

a — поселение мидий на литорали Седострова (Онежский залив) в августе 1980 г., *б* — поселение мидий в сублиторали (глубина 3 м) в районе дер. Лопшеньга (Двинский залив) в июле 1981 г. По оси абсцисс — длина моллюсков, мм; по оси ординат — плотность поселения, % от плотности поселения модального класса доминирующей по биомассе генерации.

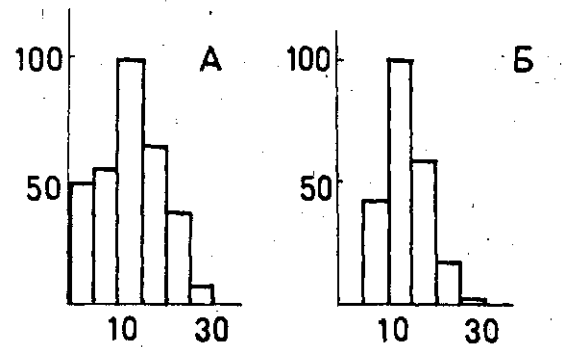


Рис. 2. Размерная структура мидиевых поселений второго типа.

a — поселение на литорали губы Педуниха (Кандалакшский залив) в сентябре 1979 г., *б* — поселение на литорали Большого Соловецкого острова в августе 1981 г. Обозначения как на рис. 1.

новном под контролем абиотических факторов, определяющих элиминацию особей.

Второй тип размерной структуры характерен для поселений, в которых преобладают моллюски размером 5–20 мм (рис. 2). Такой тип распределения отмечен для многих литоральных банок Кандалакшского и Онежского заливов. Размерная структура второго типа наблюдается, если популяция исследуется непосредственно перед появлением молоди, т. е. тогда, когда большая часть мидий предыдущей генерации подросла и перешла в размерный класс 5–15 мм. Тем самым динамика плотных литоральных поселений обычно носит сезонный характер и проявляется в виде чередования распределений первого и второго типов.

Данный тип размерной структуры может возникнуть и в результате резкого преобладания элиминации над воспроизводством. Кратковременный дисбаланс этих характеристик — достаточно обычное явление для литоральных поселений. Резкое увеличение смертности моллюсков, особенно молоди, наблюдается, например, при увеличении материкового стока и позднем сходе льда (неблагоприятное влияние опреснения), при сильных штормах (принудительная эмиграция), при позднем становлении льда (воздействие низких температур) и т. п. Смещение равновесия в сторону уменьшения пополнения популяции, сохраняющееся на протяжении нескольких лет, по-видимому, приводит к возникновению структуры третьего типа.

Третий тип размерной структуры характерен для поселений с преобладанием моллюсков старших возрастных групп, размером более 25 мм (рис. 3). Обычно этот тип распределения наблюдается в плотных сублиторальных банках. Очевидно, популяции мидий, как и других малоподвижных животных, не в состоянии более или менее длительное время поддерживать структуру третьего типа, поэтому

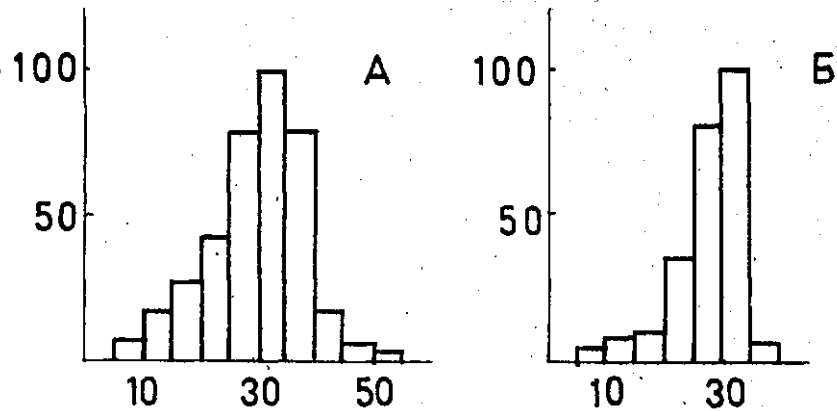


Рис. 3. Размерная структура третьего типа.
а — поселение в сублиторали (глубина 2 м) в губе Малая Пирью (Кандалакшский залив) в сентябре 1979 г., *б* — поселение в сублиторали (глубина 15 м) Унской губы (Двинский залив) в июле 1981 г. Обозначения как на рис. 1.

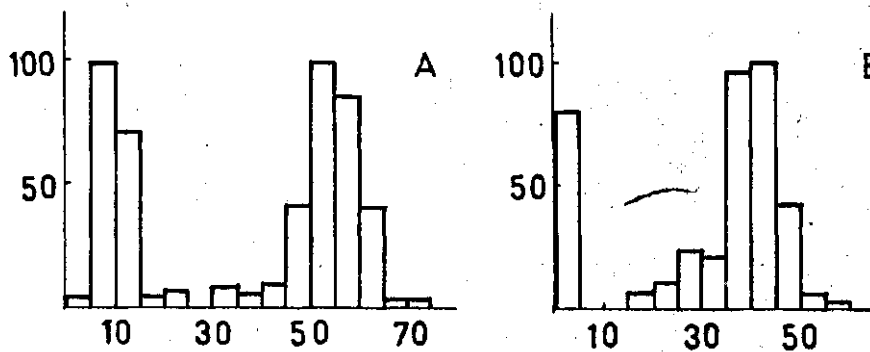


Рис. 4. Размерная структура мидиевых поселений четвертого типа.
а — поселение в сублиторали (глубина 1 м) губы Педуниха (Кандалакшский залив) в сентябре 1979 г., *б* — поселение в сублиторали (глубина 2 м) в районе р. Куя (Двинский залив) в июле 1981 г. Обозначения как на рис. 1.

унимодальные распределения характеризуют лишь одну из стадий развития мидиевых сообществ.

Четвертый тип размерной структуры имеет вид бимодального распределения (рис. 4). Такой тип, как и третий, встречается у сублиторальных поселений, однако из-за оседания молоди в последнем случае, наряду с моллюсками старших возрастных групп, высокую плотность имеют и мидии младших генераций. Судя по нашим данным, и бимодальный характер размерной структуры не является стабильным.

Сезонные и многолетние изменения размерной структуры

Высказанные выше соображения о стабильности и динамике размерной структуры мидиевых банок подтверждаются и результатами проведенного многолетнего экологического мониторинга по развитию исследуемых поселений.

Стабильность литоральных популяций, обладающих первым типом размерной структуры, иллюстрируется многолетними данными, полученными на мидиевой банке на Иванов-Наволоке (рис. 5).

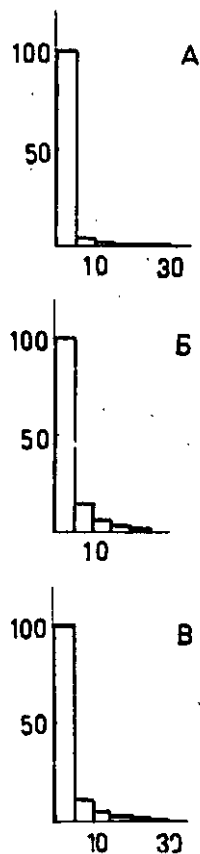


Рис. 5. Многолетняя динамика размерной структуры мидиевого поселения на Иванов-Наволоке.

a—июль 1977 г., *б* — июнь 1981 г., *в* — август 1984 г. Обозначения как на рис. 1.

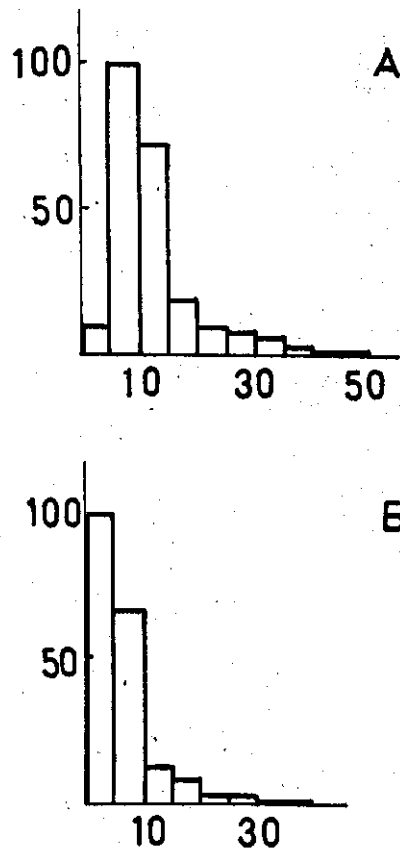


Рис. 6. Сезонная динамика размерной структуры мидиевого поселения на южном берегу губы Княжая.

a — июнь 1982 г., *б* — август 1982 г. Обозначения как на рис. 1.

Несмотря на различия общей плотности поселения в отдельные годы, распределение размерных* групп во всех случаях описывается вогнутой гиперболой.

Тесная взаимосвязь размерной структуры первого и второго типов на протяжении одного сезона показана для поселения верхней сублиторали южного берега эстуария р. Княжая (рис. 6), где условия, благодаря регулярным изменениям температуры и солености, в какой-то степени напоминают литоральные. В июне (рис. 6, *a*) наиболее многочисленны моллюски размером 5–10 мм. По сути дела, это — особи предыдущего года рождения. В середине августа (рис. 6, *б*), т. е. после оседания молоди генерации этого года, размерная структура принимает вид, характерный для первого типа. На примере этой же банки удастся проследить и длительный переход от структуры первого типа к таковой второго и далее третьего типов (рис. 7). Толчком к многолетнему изменению структуры банки послужило резкое увеличение пресного стока весной 1982 г., вызвавшее массовую гибель *Balanus crenatus* — основного в данном месте субстрата для оседания молоди (Луканин и др., 1985).

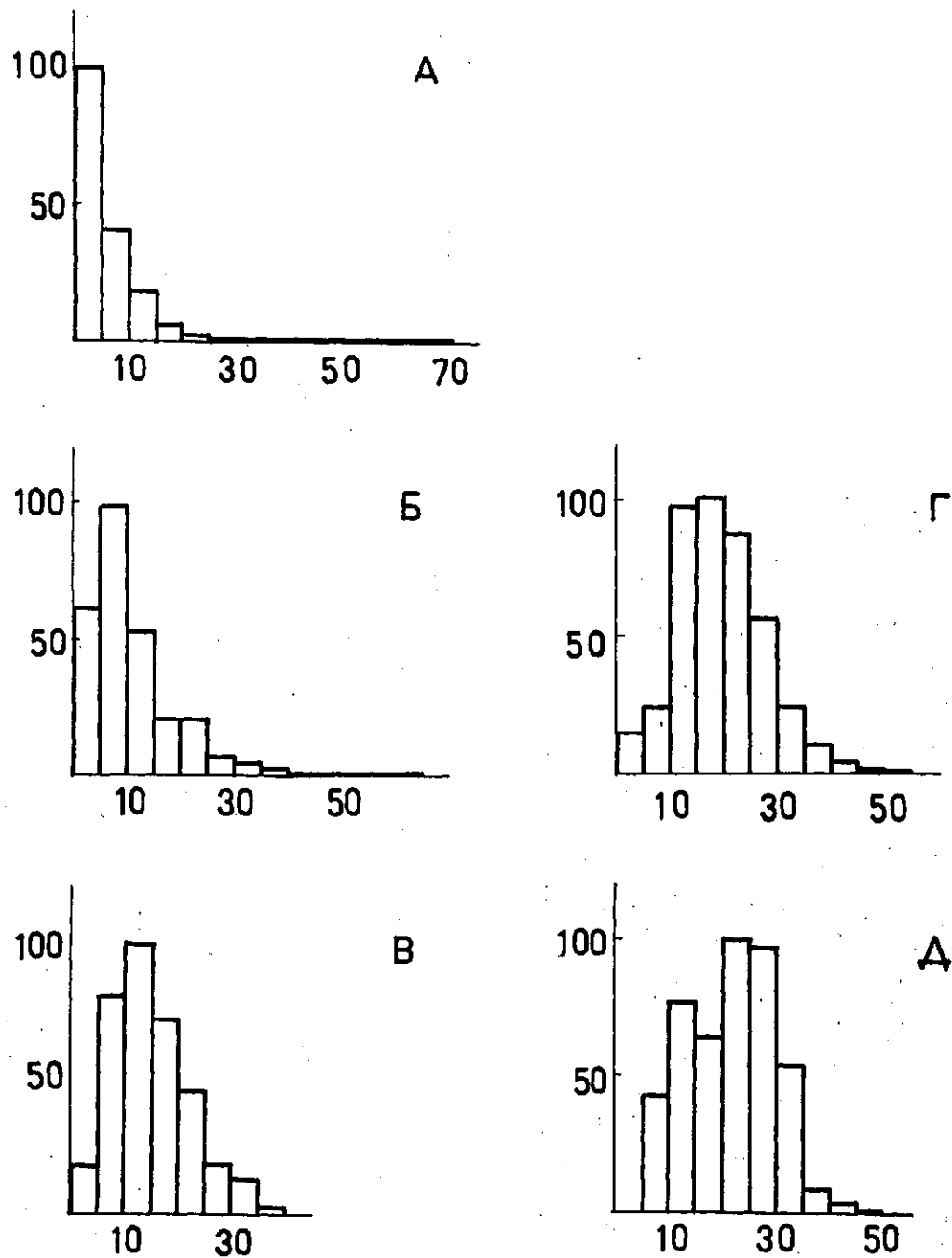


Рис. 7. Многолетняя динамика размерной структуры мидиевого поселения на южном берегу губы Княжая.
 а — 1981 г., б — 1982 г., в — 1983 г., г — 1984 г., д — 1985 г. Обозначения как на рис. 1.

Многолетние наблюдения за популяцией в эстуарии р. Умба дают пример постепенного перехода от структуры третьего типа к структуре четвертого типа (рис. 8). Несмотря на значительный фон личинок мидий в толще воды (Кулаковский, Кунин, 1983; Ошурков, 1985), оседания молоди в Умбе в 1981, 1982 гг. не наблюдалось, что, по-видимому, связано с антагонистическими взаимоотношениями между спатом и плотным поселением старших возрастных групп (Луканин и др., 1985). Это положение подтверждается нашими на-

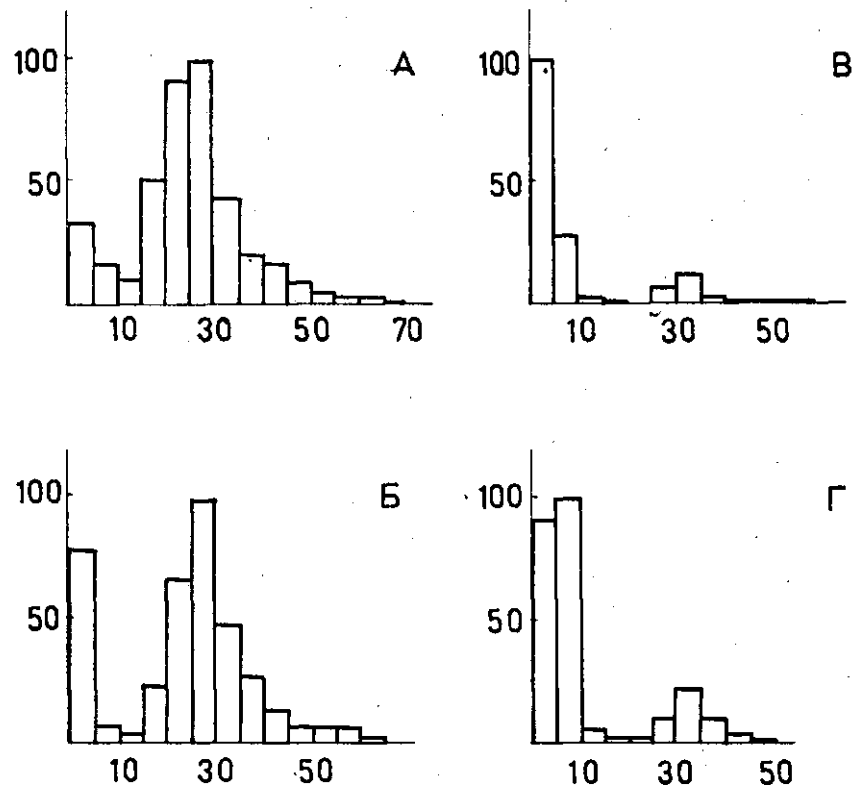


Рис. 8. Многолетняя динамика размерной структуры мидиевого поселения в эстуарии р. Умба.

а—1981 г., б —1982 г., в- 1984 г., г—1985 г. Обозначения как на рис. 1.

блюдениями 1985 г. в губе Княжой. Весной здесь были установлены субстраты, возвышающиеся над грунтом на 40 см. Все они, начиная с высоты 10 см от мидиевой банки, к осени оказались покрыты осевшими моллюсками размером около 1 мм. В то же время на самой банке и нижних частях субстратов спат не обнаружен. По мере элиминации крупных моллюсков складывается ситуация, благоприятствующая оседанию личинок. В рассматриваемом примере это проявляется в резком изменении биотопа. В 1981 и 1982 гг. поселение мидий располагалось на илистом грунте, созданном, вероятно, самими моллюсками. Сокращение плотности поселения привело к вымыванию ила от освободившихся участков и обнажению твердого субстрата, пригодного для оседания мидий. Именно поэтому в 1984 г. наблюдается существенное изменение размерной структуры банки.

Не столь редка и обратная картина перехода четвертого типа размерного распределения в третий. В популяции, обитающей в узком проливе губы Падан при нормальной солености, с 1981 по середину 1982 гг. наблюдалась хорошо заметная элиминация старших возрастных групп, при этом распределение из бимодального постепенно перешло в унимодальное (рис. 9, а, б, в). В августе 1982 г. в весьма большом количестве появилась молодежь, и размерная структура вновь приобрела бимодальный характер (рис. 9, г). На примере этой же банки прослеживается и иной тип перехода размерной структуры четвертого типа в структуру третьего типа (рис. 9, д).

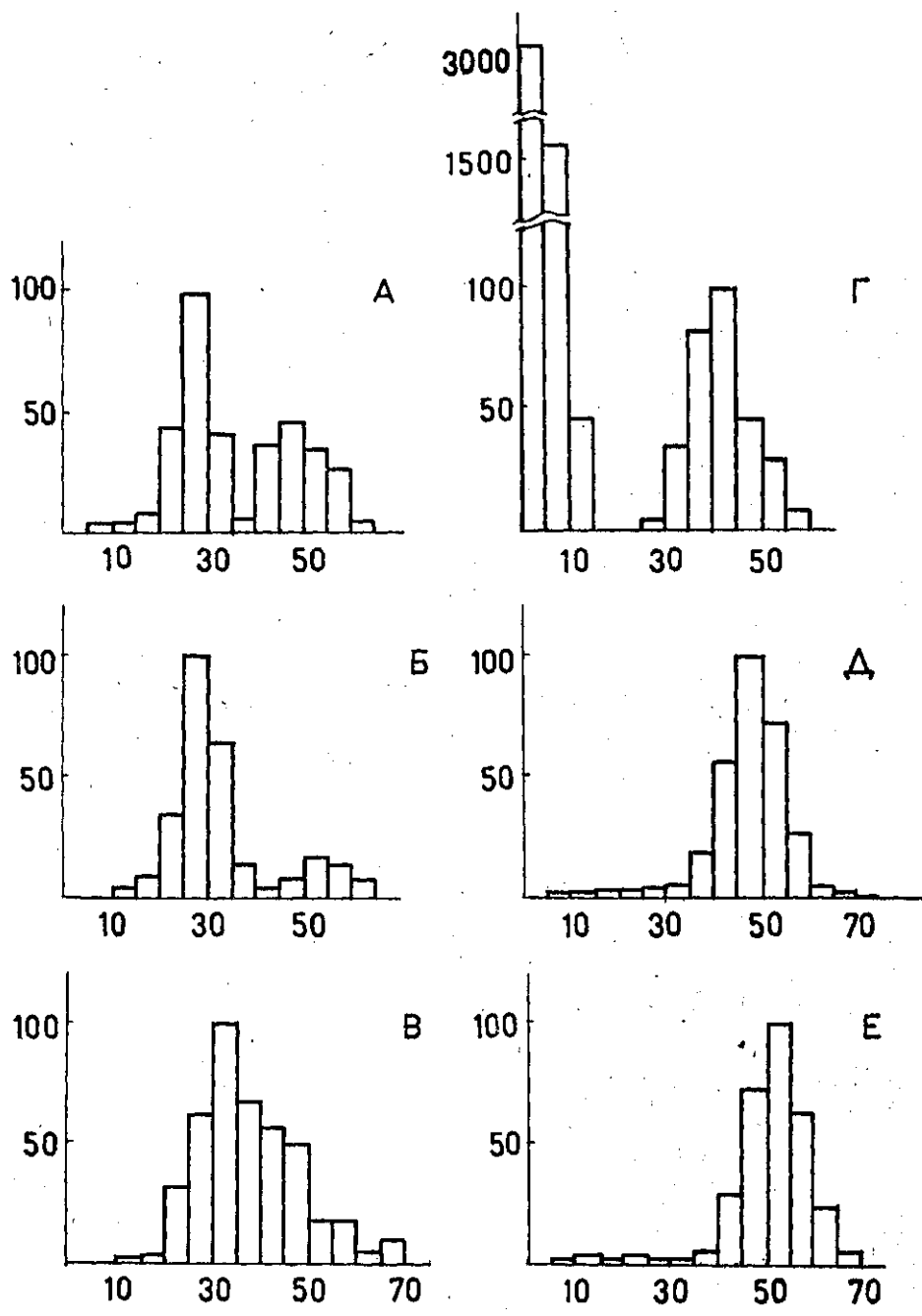


Рис. 9. Сезонные и многолетние изменения, размерной структуры мидиевого поселения в губе Падан.
a — август 1981 г., *б* — сентябрь 1981 г., *в* — июнь 1982 г., *г* — август 1982 г., *д* — 1984 г.,
е — 1985 г. Обозначения как на рис. 1.

В данном случае восстановление унимодального распределения происходит за счет почти полной элиминации молоди, вызванной задержкой талых вод подо льдом весной 1984 г. Аналогичная картина прослеживается и в мидиевом поселении у северного берега губы Княжая (рис. 10). В отличие от губы Падан, гибель молоди в данном месте вызвана не катастрофическими изменениями гидрологических условий, а описанными выше антагонистическими отношениями молоди и плотного поселения мидий, оказывающего неблагоприятное воздействие на молодь моллюсков.

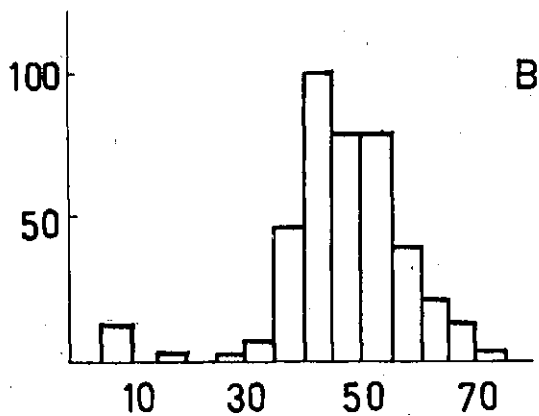
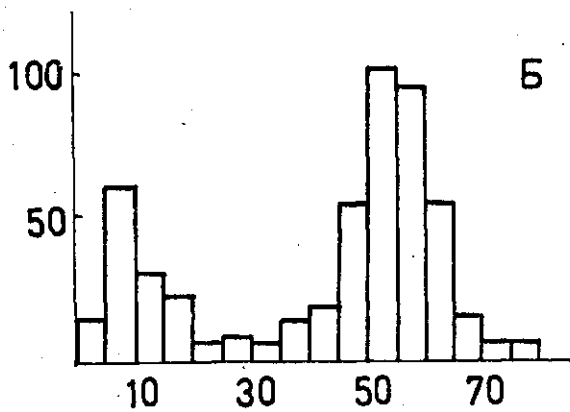
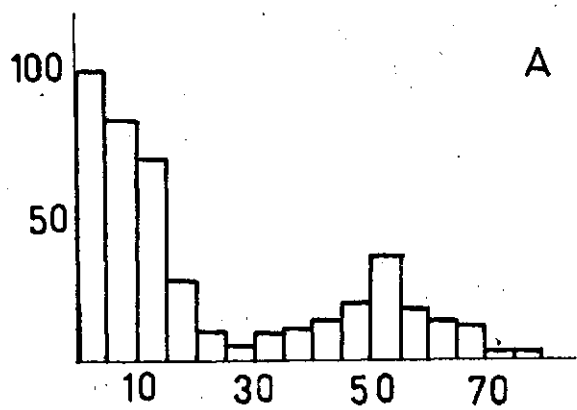


Рис. 10. Многолетняя динамика размерной структуры мидиевого поселения на северном берегу губы Княжая. а — 1981 г., б — 1982 г., в — 1983 г. Обозначения как на рис. 1.

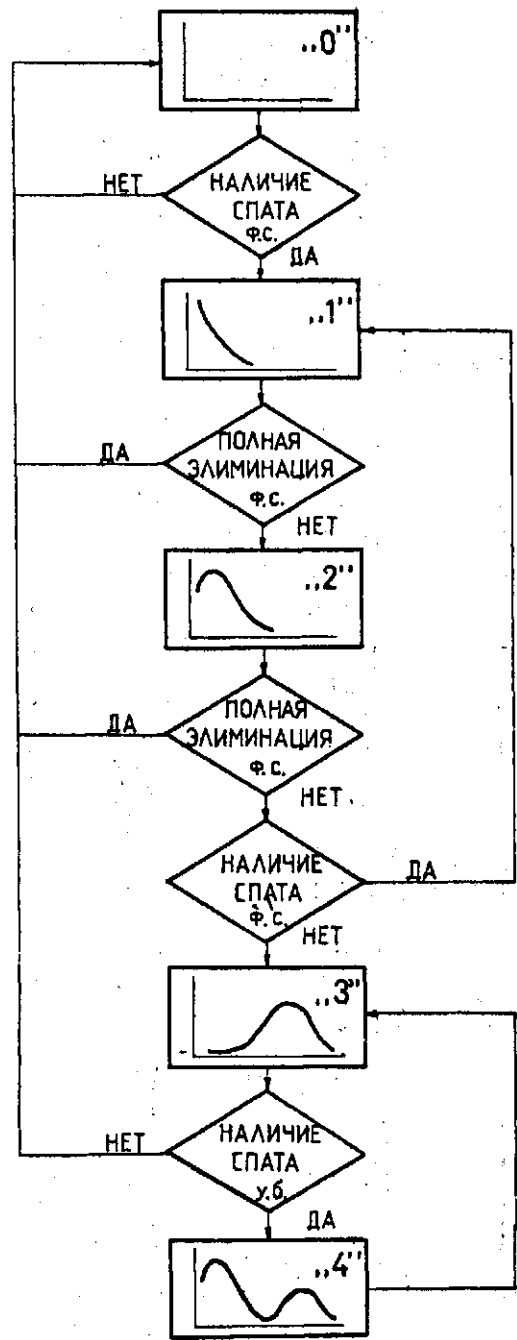


Рис. 11. Упрощенная блок-схема развития размерной структуры мидиевых поселений в Белом море (пояснений в тексте).

ФС — под влиянием факторов среды, УБ — под влиянием условий на банке, ЕС — под влиянием естественной смертности.

Общая схема динамики размерной структуры

Учитывая ежегодные высокие плотности личинок в толще вод Белого моря (Кулаковский, Кунин, 1983; Ошурков, 1985), можно утверждать, что зарождение любой банки контролируется главным образом эдафическими и гидрологическими факторами и может быть охарактеризовано переходом из состояния «О»* в состояние «1» (рис. 11). Превалирование молодежи в популяции на начальных стадиях развития банки оставляет возможность возврата в состояние «О» под действием катастрофических факторов. Экстремальные для мидий изменения условий окружающей среды регулярно отмечаются в весенние месяцы (Бабков, Луканин, 1985). Элиминацию молодежи определяют толщина поверхностного слоя опресненных вод и длительность его воздействия на моллюсков (Бергер, Луканин, 1979).

В тех случаях, когда катастрофические факторы не привели к полной гибели поселения, по мере линейного роста моллюсков система из состояния «1» переходит в состояние «2» (рис. 11). Размерная структура второго типа сохраняется до появления спата ближайшей генерации. Начиная с этого момента, система вновь возвращается в состояние «1». Для поселений, обладающих вторым типом размерной структуры, сохраняется возможность полной гибели под действием тех же гидрологических факторов.

В сублиторали, где в значительной степени снижен пресс абиотических факторов и, соответственно, уровень элиминации, становится возможным переход системы из состояния «2» в состояние «3» (рис. 11). Этот переход может происходить двумя существенно различающимися способами. С одной стороны, размерная структура третьего типа может возникнуть в результате отсутствия оседания молодежи в течение ряда лет, вызванного действием катастрофических факторов. С другой стороны, при ежегодном пополнении популяции молодежью моллюски предыдущих генераций, благодаря низкой элиминации, растут, сохраняя свою численность на относительно высоком уровне. В конце концов наступает момент, когда растущие особи полностью используют возможности биотопа, что препятствует оседанию личинок. Таким образом, в данном случае переход в состояние «3» контролируется факультативными факторами. Следует отметить, что сила воздействия этих факторов находится в зависимости от плотности не всей популяции, а лишь старших возрастных групп. По-видимому, можно считать, что продолжительность перехода системы из состояния «2» в состояние «3» находится в прямой зависимости от емкости среды * и в обратной — от темпа

* Состояние «О» отвечает отсутствию поселения мидий. Состояния «1»—«4» описываются размерной структурой 1—4 типов.

* Емкость среды (Емельянов, 1984) для *M. edulis*, судя по нашим данным, тесно связана со скоростью придонных течений. Так, например, в устье губы Педуниха скорость приливно-отливных течений достигает 3 км/ч, в губе Княжая — 1 км/ч, в устье р. Умба — 0,3 км/ч. Биомасса мидий в климаксных банках в этих местах может достигать соответственно 60, 30 и 20 кг/м².

роста моллюсков и уровня элиминации старших возрастных групп.

Как уже отмечалось, популяции не в состоянии постоянно поддерживать размерную структуру третьего типа. В соответствии с эдафическими и гидродинамическими условиям биотопа система из состояния «3» со временем стремится перейти либо в состояние «О», либо «4». По мере уменьшения плотности насыщения биотопа, связанной с элиминацией, снижается пресс факультативных факторов и появляется возможность оседания молодежи. Если по тем или иным причинам (одна из возможных причин — слабая гидродинамика, медленное вымывание накопленных банкой- илов в присутствии старой части популяции), не происходит оседания молодежи, эволюция мидиевого поселения завершается переходом системы в состояние «О». В этом случае продолжительность существования популяции с третьим типом размерной структуры определяется, по-видимому, лишь максимальной продолжительностью жизни генераций, составляющих основу банки. Альтернативный путь развития мидиевой банки третьего типа возможен при изменении эдафической ситуации в биотопе, т. е. освобождении хотя бы части площади поселения от илов. Наличие подходящего субстрата для оседания молодежи определяет переход к бимодальному размерному распределению. При этом время существования системы в состоянии «3» связано обратной зависимостью со скоростью течений (как ламинарных, так и турбулентных) и темпом элиминации.

Развитие системы, находящейся в состоянии «4», по-видимому, возможно только в одном направлении — переход в состояние «3». Как уже указывалось, это происходит двумя различными способами: либо вследствие гибели или эмиграции молодой части популяции под влиянием катастрофических факторов, либо из-за элиминации старших возрастных групп. В последнем случае молодая часть банки претерпевает те же изменения, что были описаны при анализе перехода системы из состояния «1» в состояние «3». Соответственно двум направлениям развития продолжительность существования бимодального распределения зависит либо от силы влияния катастрофических факторов, либо от продолжительности жизни моллюсков.

Классификация мидиевых поселений по особенностям динамики размерной структуры

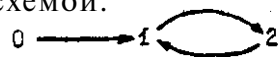
Все мидиевые поселения Белого моря, периодически возникающие или постоянно существующие на определенной территории, в зависимости от эволюции размерной структуры могут быть разделены на 4 группы.

Первая группа — эфемерные поселения молодежи мидий — в терминах принятого нами изложения может характеризоваться переходом системы из состояния «О» в состояние «1» и далее вновь в состояние «О», т. е. схемой:



Продолжительность фазы «1» в данном случае определяется абиотическими факторами. Время нахождения системы в состоянии «0» можно оценить примерно в 6—9 месяцев; соответственно фазы «1» — в 6—3 месяца. Это может быть хорошо проиллюстрировано на примере поселений, встречающихся на зеленых нитчатых водорослях и прибойных скалистых берегах. На водорослях, мидиевое поселение существует от момента оседания молоди (июль—сентябрь) до гибели (ноябрь—декабрь) однолетних нитчаток. А на скалистых берегах время существования продолжается от времени оседания молоди (июль—сентябрь) до появления плавающих льдов, уничтожающих эти поселения.

Развитие размерной структуры мидиевых поселений следующей группы характеризуется схемой:



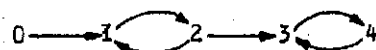
К этой группе относится большинство стабильных литоральных поселений на жестких грунтах. Продолжительность фаз цикла здесь зависит от темпа роста и элиминации моллюсков конкретной популяции. Фазы «1» и «2» продолжаются соответственно 9 и 3 месяца, так как осевшая осенью молодь (фаза «1») уничтожается в основном весенним опреснением, после чего в развитии поселения наступает фаза «2», продолжающаяся до очередного спата около 3 месяцев. Естественно, эти процессы связаны со значительными колебаниями численности: иногда молодь может быть уничтожена до 20% и более.

Литоральные банки на мягких грунтах и sublиторальные поселения в районах со слабо гидродинамикой образуют третью группу. Возможные переходы их размерной структуры можно изобразить схемой:



Продолжительность фазы «0» колеблется в значительных пределах в зависимости от интенсивности придонных течений. Фазы «1» и «2», сменяя друг друга, длятся около 3—5 лет, необходимых для полного насыщения биотопа. В состоянии «3» беломорские поселения этой группы находятся около 5—12 лет. Таким образом, общее время существования банок данной группы по грубым расчетам составляет в среднем на 3—4 года больше максимальной продолжительности жизни моллюсков в данном биотопе (с учетом элиминации).

Следующая группа поселений включает главным образом sublиторальные банки в районах интенсивной динамики вод. Развитие их размерной структуры описывается схемой:



Как и в предыдущем случае, фазы «1» и «2» могут быть достаточно продолжительными. Соотношение фаз «3» и «4» по времени в значительной степени зависит от конкретных условий биотопа. По-видимому, для беломорских популяций этой группы средняя продолжительность одного цикла 3—4 оценивается в 6—12 лет.

Заключение

Таким образом, в пределах Белого моря имеется вся гамма переходов от типичных оппортунистических псевдопопуляций (крупные сублиторальные банки в районах с интенсивной гидродинамикой). Соответственно с этим моллюски, попадая в тот или иной биотоп, подвергаются в основном либо г-отбору (литораль), либо К-отбору (сублитораль) (Mac Arthur, Wilson, 1967). При этом на ранних этапах развития мидиевых банок их размерная структура определяется главным образом катастрофическими факторами, а на поздних — факультативными.

Высказанные соображения относительно динамики мидиевых поселений подтверждают выдвинутое ранее предположение (Луканин, Миничев, 1985) о возможности и даже полезности полного изъятия моллюсков из поселений третьей группы, находящихся в стадии климакса. По-видимому, эти мероприятия ускорят процессы деградации банки и восстановления биотопа (вымывание илов).

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков А. И., Луканин В. В. Весенние изменения солености и температуры поверхностных слоев Белого моря и их влияние на распределение организмов, обитающих на литорали и в верхнем горизонте сублиторали.— Исслед. фауны морей, 1985, т. 31, вып. 39, с. 94—98.
- Бергер В. Я., Луканин В. В. О механизме вертикального распределения беломорских моллюсков *Mytilus edulis* L. и *Littorina saxatilis* (Olivi).— В кн.: Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1979, с. 16—18.
- Воскресенский К. А. Пояс фильтраторов, как биогидрологическая система моря.— Тр. ГОИН, 1939, вып. 6(18), с. 55—120.
- Дарвин Ч. Сочинения. Т. 1. М.— Л., Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935, 605 с.
- Емельянов И. Г. О понятии «емкость среды».— В кн.: Бигеоценолог. исслед. на Украине. Львов, 1984, с. 9—11.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., Наука, 1983, 35 с.
- Луканин В. В., Миничев Ю. С. Пути промыслового освоения естественных скоплений *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе Белого моря.— В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. Архангельск, 1985, с. 126—127.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря.— В кн.: Исследование мидии Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, с. 59—69.
- Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск, Наука, 1984, 250 с.
- Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря.— В кн.: Экология обрастания в Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, с. 44—59.
- MacArthur R. U., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton, N. J., Princeton Univ. Press, 1967, 203 p.